

Panbiogeografía y biogeografía cladística: paradigmas actuales de la biogeografía histórica

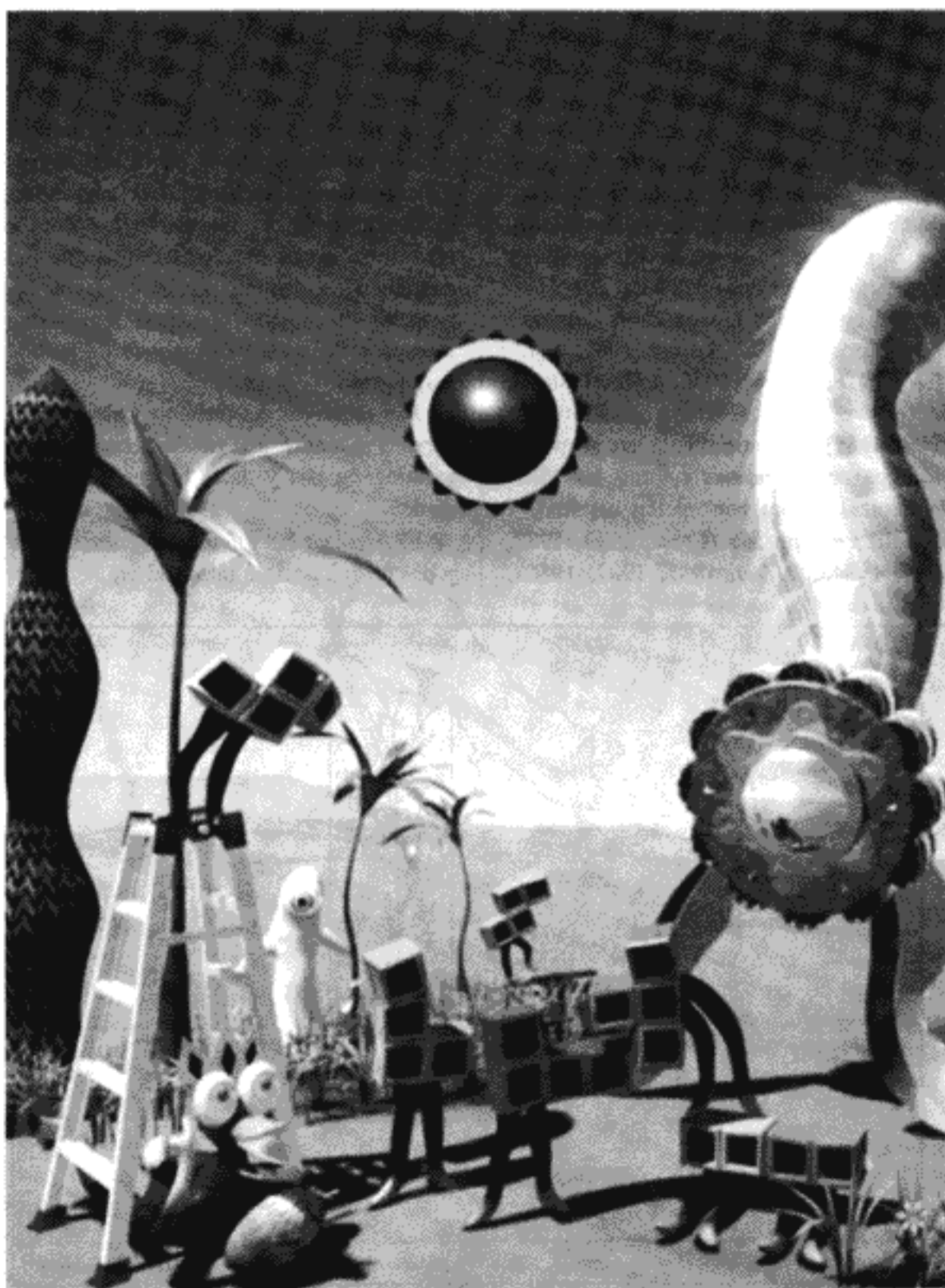
JORGE V. CRISCI y JUAN J. MORRONE

*"O God, I could be bounded
in a nutshell and count myself
a king of infinite space".*

Hamlet, II, 2

Introducción

La biogeografía histórica de la primera mitad del siglo veinte estuvo dominada por las ideas dispersalistas originadas en los trabajos de Wallace (1855, 1876) y Darwin (1859). Entre los principales seguidores de estas ideas cabría mencionar a Matthew (1915), Simpson (1940), Mayr (1946) y Darlington (1957). El dispersalismo considera que la dispersión, a partir de centros de origen, es el mecanismo por el cual los seres vivos alcanzan su distribución actual. En 1958 el botánico italiano León Croizat inició una tradición que puso mayor énfasis en analizar los patrones de distribución que tenían en común los taxa animales y vegetales, que en estudiar las capacidades de dispersión propias de cada uno de ellos. Croizat opuso a las ideas dispersalistas un nuevo paradigma (sensu Kuhn, 1971), al que denominó panbiogeografía, de acuerdo con el cual las barreras evolucionan junto con las biotas, y que condensó en la frase "tierra y vida evolucionan juntas" (Croizat, 1952, 1958, 1964, 1976, 1981). Sin embargo, al asumir esta evolución



Jorge V. Crisci y Juan J. Morrone: Laboratorio de Sistemática y Biología Evolutiva (LASBE), Museo de La Plata, Pasco del Bosque, 1900 La Plata, Argentina.

conjunta de barreras y biotas, no se descarta el fenómeno de la dispersión. En realidad se prefiere asumir en principio una explicación vicariante, para buscar un patrón común entre los distintos taxa, y luego suponer la dispersión para aquellos casos particulares que no concuerdan con el patrón general. El método panbiogeográfico consiste, básicamente, en marcar en un mapa las localidades donde se distribuye un taxon determinado, conectando los puntos marcados mediante la línea de menor distancia, denominada trazo individual. Donde se superponen los trazos individuales de varios taxa se delinea un trazo generalizado, el cual indica una biota ancestral ampliamente distribuida en el pasado y fragmentada por eventos geológicos.

En el momento de su formulación la comunidad científica reaccionó negativamente o ignoró a la panbiogeografía. Recientemente, al final de los años setenta, un grupo de biólogos del American Museum de Nueva York asoció los conceptos de la panbiogeografía con la metodología propuesta por la sistemática filogenética de Hennig (1950, 1966), lo que dio origen a la biogeografía cladística o de la vicariancia (Nelson, 1969, 1973, 1974, 1978; Rosen, 1976, 1978; Platnick & Nelson, 1978; Nelson & Platnick, 1980, 1981). Posteriormente un grupo de biólogos neozelandeses retomó las ideas de Croizat, en su concepción original, y formalizó su método (Craw, 1979, 1982, 1983, 1984a, 1984b, 1985, 1987, 1988a,

1988b, 1989a; Craw & Gibbs, 1984; Craw & Weston, 1984; Heads, 1985; Page, 1987, 1989a; Craw & Page, 1988; Grehan, 1988a, 1989; Henderson, 1989). En la década pasada surgió un intenso y apasionado debate entre los partidarios de la panbiogeografía y los de la biogeografía cladística, acerca de los valores relativos de ambos enfoques (Croizat, 1982; Craw, 1982, 1983, 1988a, 1988b; Craw & Weston, 1984; Seberg, 1986; Page, 1987; Platnick & Nelson, 1988; Humphries & Seberg, 1989; Lovis, 1989.) Este debate hizo que los dos puntos de vista se convirtieran en programas de investigación en competencia (Craw & Weston, 1984). Sin embargo, a pesar de las diferencias que existen entre ambas metodologías, recientemente se ha propuesto que es posible integrarlas como parte de un mismo análisis (Morrone & Crisci, 1990).

Los últimos años han sido muy ricos en el desarrollo de métodos cuantitativos en la panbiogeografía y en la biogeografía cladística, e incluso en la actualidad existen algoritmos computarizados. Pese a ello, son escasos aún los trabajos que los describen en detalle, por lo cual nos ha parecido justificado presentar los fundamentos y métodos cuantitativos de ambos paradigmas.

Los objetivos del presente trabajo son:

- a) Presentar los fundamentos de la panbiogeografía y de la biogeografía cladística.
- b) Analizar las diferencias entre ambas y discutir su posible integración.

c) Presentar los algoritmos de los distintos métodos cuantitativos panbiogeográficos y cladísticos propuestos.

d) Mencionar los programas de computadoras disponibles.

e) Discutir algunas de las aplicaciones empíricas de dichos métodos.

Fundamentos

Panbiogeografía

La panbiogeografía considera que las distribuciones de los taxa evolucionan en dos etapas (Grehan, 1988a): la primera, cuando los factores climáticos y geográficos son favorables, los organismos se hallan en estado de "movilidad", expandiendo su área de distribución geográfica en forma activa. Y la segunda, cuando han ocupado todo el espacio geográfico o ecológico disponible, su distribución se estabiliza, permitiendo el aislamiento espacial de las poblaciones en distintos sectores del área, mediante barreras y la consecuente diferenciación de nuevos taxa.

La panbiogeografía se sustenta en cinco conceptos básicos: trazo individual, trazo generalizado, línea de base, centro de masa y nodo. El trazo individual representa las coordenadas del taxon en el espacio, es decir el sector del espacio en el cual tiene lugar su evolución (Croizat, 1958; Croizat *et al.*, 1974; Craw, 1979, 1983, 1985, 1988a, 1988b; Henderson, 1985, 1989; Heads, 1987; Page, 1987). Operativamente consiste en una línea que conecta en un mapa las localidades o áreas de distribución de un taxon o grupo de taxa relacionados. En la figura 1 podemos observar el trazo individual de la especie *Moscharia pinnatifida* (Asteraceae), distribuida en la parte central de Chile.

Una vez delineado, el trazo individual se orienta, es decir, se determina su dirección. Para ello se propone una hipótesis sobre su línea de base, de acuerdo con los rasgos mayores que atraviesa, tal como una plataforma oceánica (Craw, 1983, 1988a; Craw & Page, 1988). Para orientar un trazo individual también es posible emplear la información cladística (Craw, 1983), uniendo las localidades de cada taxon con las de su grupo hermano, en forma sucesiva (Figura 2A-C). Incluso cuando se conocen las relaciones cladísticas para sólo una parte de los taxa, después de haber orientado el trazo con la infor-

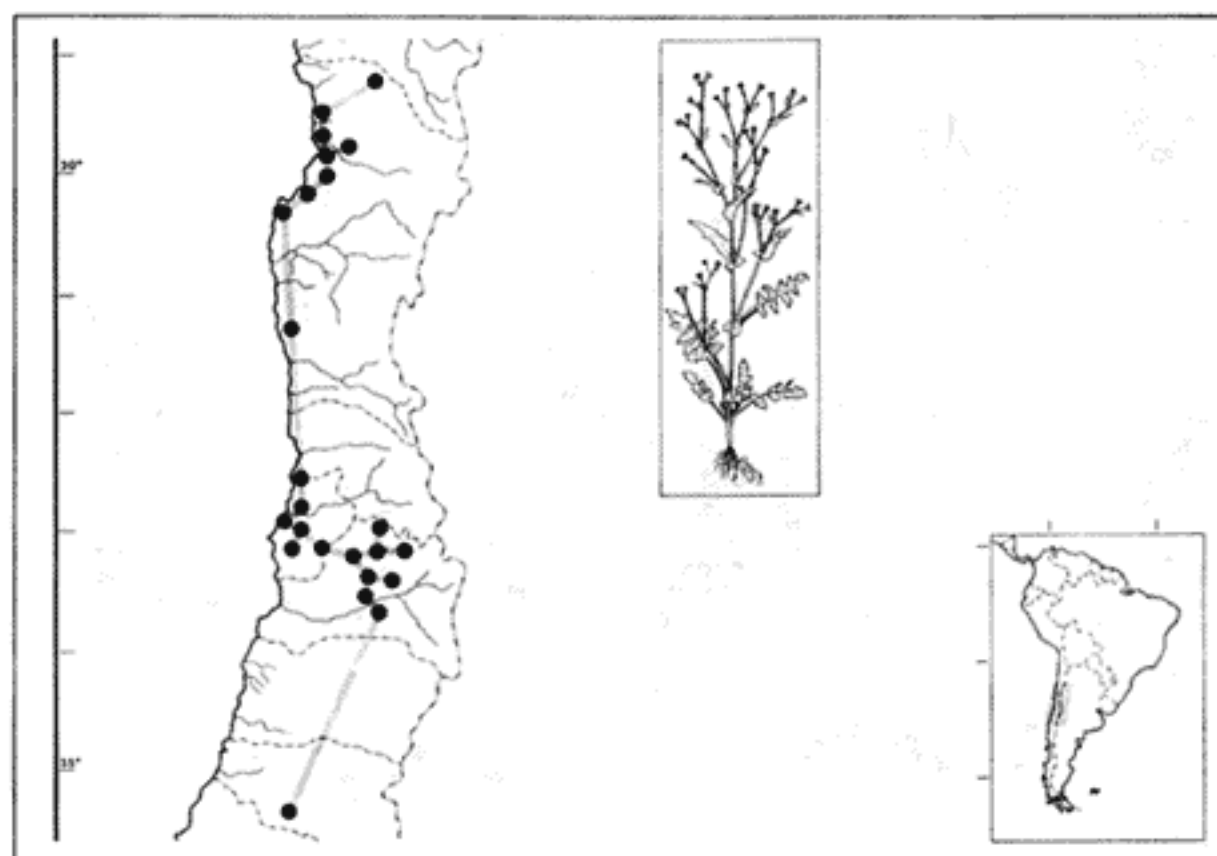


Figura 1. Trazo individual de *Moscharia pinnatifida* (Asteraceae), en la zona central de Chile.

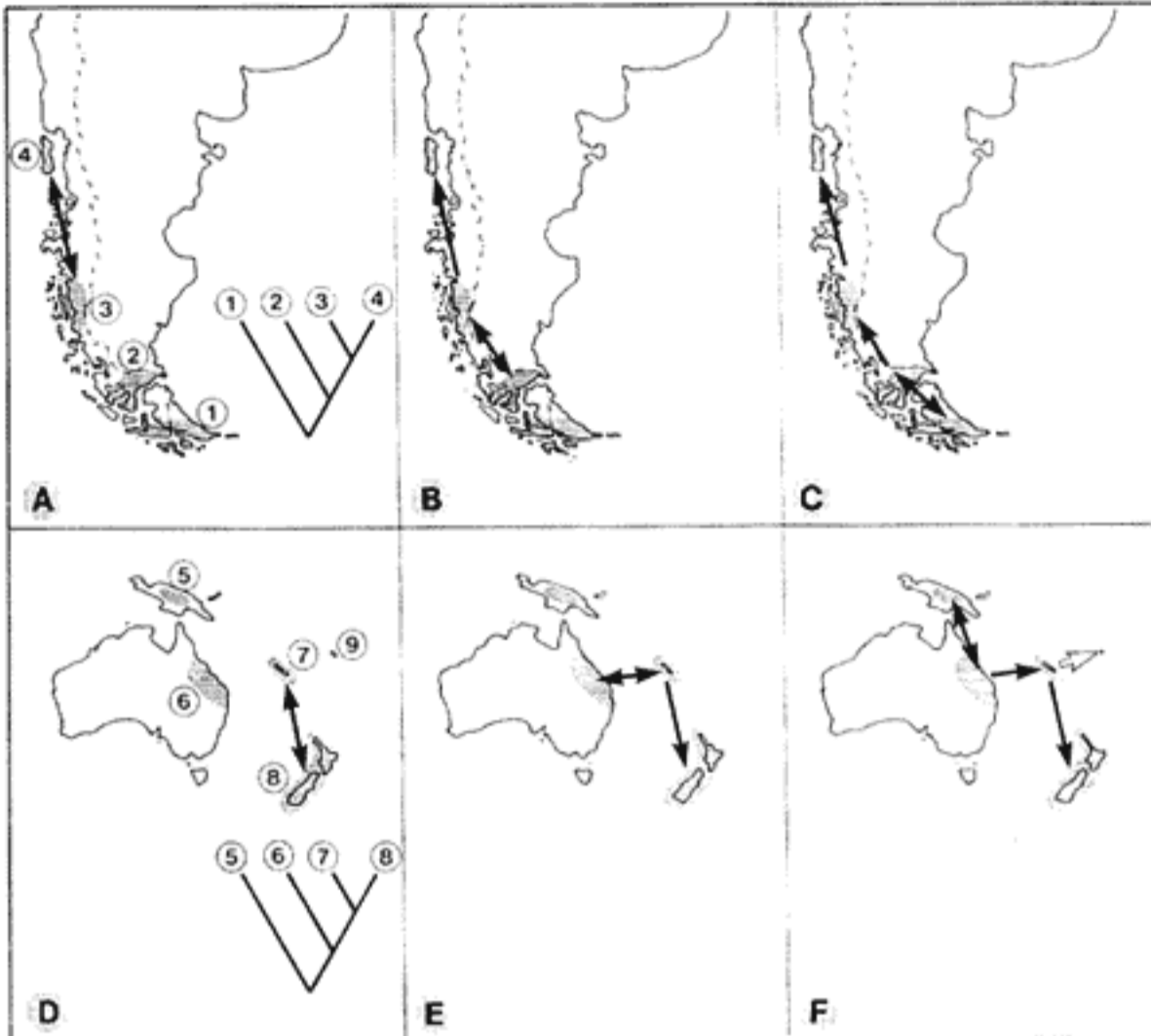


Figura 2. Orientación de un trazo individual, mediante el empleo de una hipótesis cladística. Figuras 2A-C, cuando existe información cladística para todos los taxa; figuras 2D-E, cuando falta información cladística para uno de los taxa.

mación cladística disponible, podemos unir a él los restantes taxa (por ejemplo el taxon 9 en la figura 2D-E). Una tercera forma de orientar un trazo individual, es a partir de un centro de masa, que es un centro de mayor diversidad del taxon considerado (Heads, 1987; Craw, 1983, 1988a; Craw & Heads, 1988).

La coincidencia de varios trazos individuales determina un trazo generalizado. Un trazo generalizado, delimitado por lo que Grehan (1988b) califica como homología geográfica, representa una biota ancestral, fragmentada por eventos físicos o geológicos. En la figura 3 observamos dos trazos generalizados obtenidos por Craw (1988a), para Nueva Zelanda y sus islas subantárticas.

Los nodos son localidades o áreas complejas donde dos o más trazos generalizados se superponen (Craw, 1982, 1983, 1988a; Page, 1987). Representan fragmentos de mundos bióticos y geológicos ancestrales diferentes, que se relacionan en espacio-tiempo como respuesta a algún cambio tectónico; tal sería el caso de una colisión de dos masas continentales, para formar un área compuesta. En la

figura 3, la isla Chatham, donde convergen dos trazos generalizados, representa un nodo.

Biogeografía cladística

La biogeografía cladística reposa sobre una analogía entre la biogeografía y la sistemática, tratando a los taxa como caracteres del análisis cladístico de las áreas que habitan. En principio debemos contar con los cladogramas de dos o más taxa animales y/o vegetales, que habiten diferentes áreas de una misma región. A partir de ellos se reemplazan los taxa terminales, por las áreas en que habitan y se obtienen así cladogramas de áreas (Figura 4). La congruencia entre los distintos cladogramas de áreas permitirá obtener un cladograma general de áreas, en el que la secuencia de las áreas indica su separación histórica (en la figura 4, a partir de un área ancestral, 123, en principio, se separó el área 1 del área 23, y ésta, posteriormente, a su vez, se subdividió en las áreas 2 y 3).

La obtención de los cladogramas de áreas, en el comienzo del análisis, es trivial cuando cada taxon es endémico de un área y cada área es habitada por un

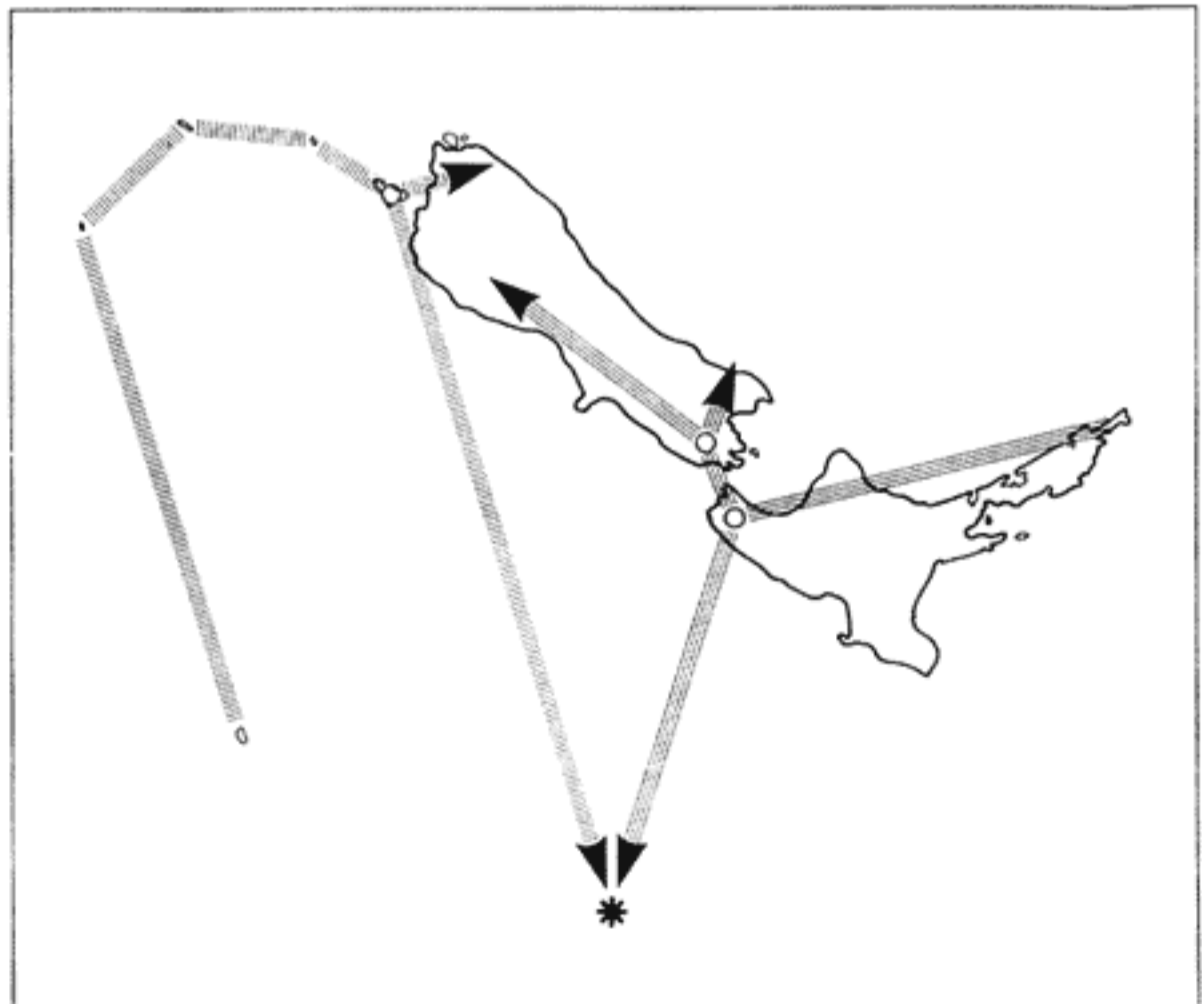


Figura 3. Dos trazos generalizados obtenidos por Craw (1988a) para Nueva Zelanda y sus islas subantárticas. La isla Chatham (señalada con un asterisco), en donde convergen ambos trazos, constituye un nodo.

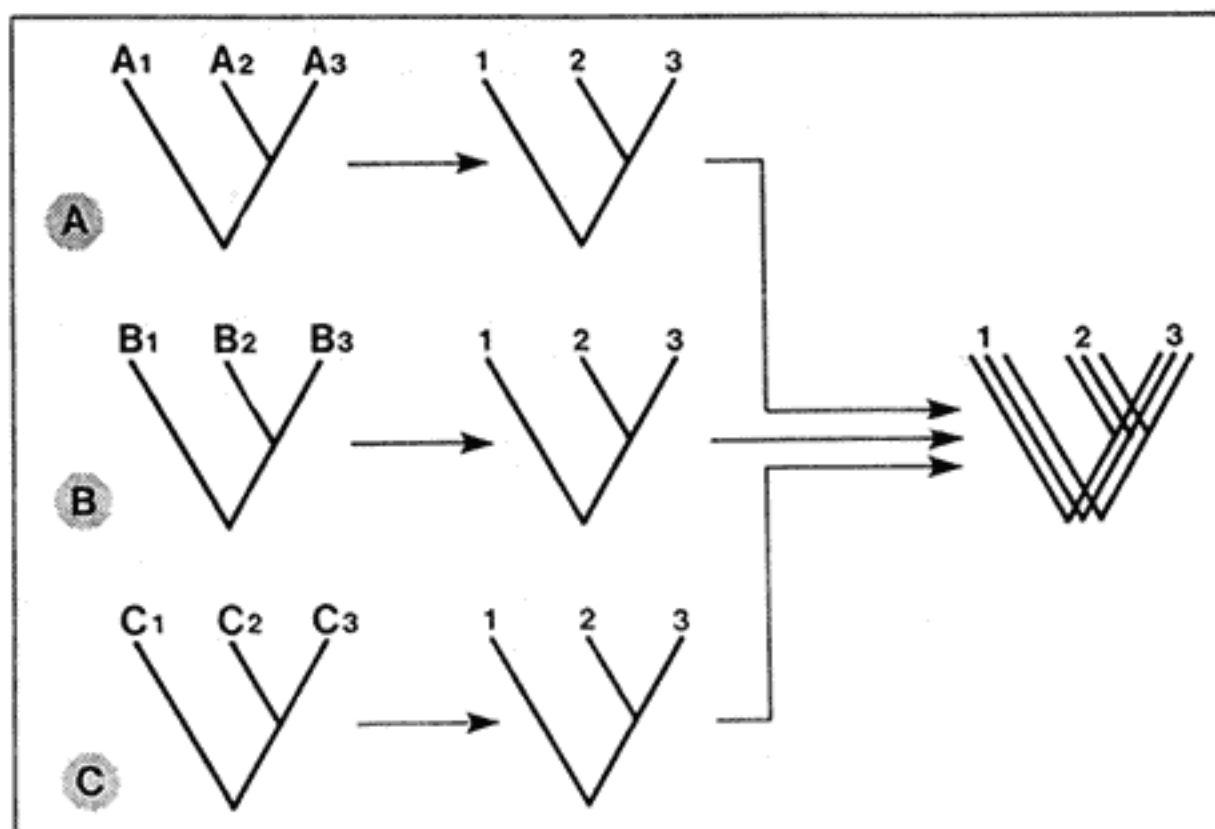


Figura 4. Pasos elementales de la biogeografía cladística. Se observan los cladogramas de tres taxa diferentes, sus correspondientes cladogramas de áreas y el cladograma general de áreas.

único taxon. Sin embargo esto se complica cuando en los cladogramas hallamos áreas ausentes, distribuciones redundantes y taxa ampliamente distribuidos (Nelson, 1984; Page, 1988, 1990). Para resolver estos problemas se han propuesto procedimientos, denominados supuestos 1 y 2 (Nelson & Platnick, 1981; Humphries & Parenti, 1986; Page, 1988, 1990; Nelson & Ladiges, 1991) y supuesto 0 (Wiley, 1987, 1988a, 1988b; Zandee & Roos, 1987).

Hablamos de áreas ausentes cuando en uno (o varios) de los cladogramas de áreas falta una de las áreas que se halla presente en los demás. Los tres supuestos consideran que las áreas ausentes no brindan información con respecto a las relaciones entre las áreas, salvo la implementación del supuesto 0 de Zandee & Roos (1987), que las considera como si estuvieran primitivamente ausentes.

Las distribuciones redundantes se producen cuando una misma área está habitada por más de un taxon terminal del cladograma. De acuerdo con los supuestos 0 y 1, las presencias de distintos taxones en la misma área son consideradas válidas y, en la implementación del supuesto 2, cada una es considerada válidamente por separado.

Quizás los taxa ampliamente distribuidos sean los más interesantes para analizar. En la figura 5 vemos la forma en que cada supuesto resuelve un cladograma de tres taxa, en el que uno se halla amplia-

mente distribuido. El supuesto 0 trata las dos áreas habitadas por el mismo taxon, como un grupo monofilético; por su parte, el supuesto 1 las trata como un grupo monofilético o parafilético y el supuesto 2 permite todas las ubicaciones de las dos áreas posibles. Vemos como entre los cla-

dogramas obtenidos bajo el supuesto 1 se incluye el obtenido bajo el supuesto 0 y que los cladogramas obtenidos bajo el supuesto 2 incluyen los de los otros dos supuestos.

Los méritos relativos de los tres supuestos son un tema controvertido. Wiley (1988a, 1988b) considera que el supuesto 0 es la explicación más económica para los datos dados. De acuerdo con Page (1988), la aplicación de los supuestos 1 y 2 conduce a soluciones "extra", que eventualmente permitirán obtener (por intersección de los distintos conjuntos de cladogramas de áreas) una solución más simple.

Para la obtención del cladograma general de áreas existen distintos procedimientos, cuyas ventajas y limitaciones han sido poco exploradas (Crisci *et al.*, 1991a, 1991b). El análisis de los componentes (Nelson & Platnick, 1981; Humphries & Parenti, 1986; Page, 1988, 1990; Nelson & Ladiges, 1991), obtiene el (o los) cladograma(s) general(es) de áreas, a partir de la intersección de los distintos conjuntos de cladogramas de áreas, derivados de la aplicación de los supuestos 1 o 2 (Nelson, 1984; Page, 1988). La cuantificación del análisis de los componentes (Humphries *et al.*, 1988) y la simplicidad

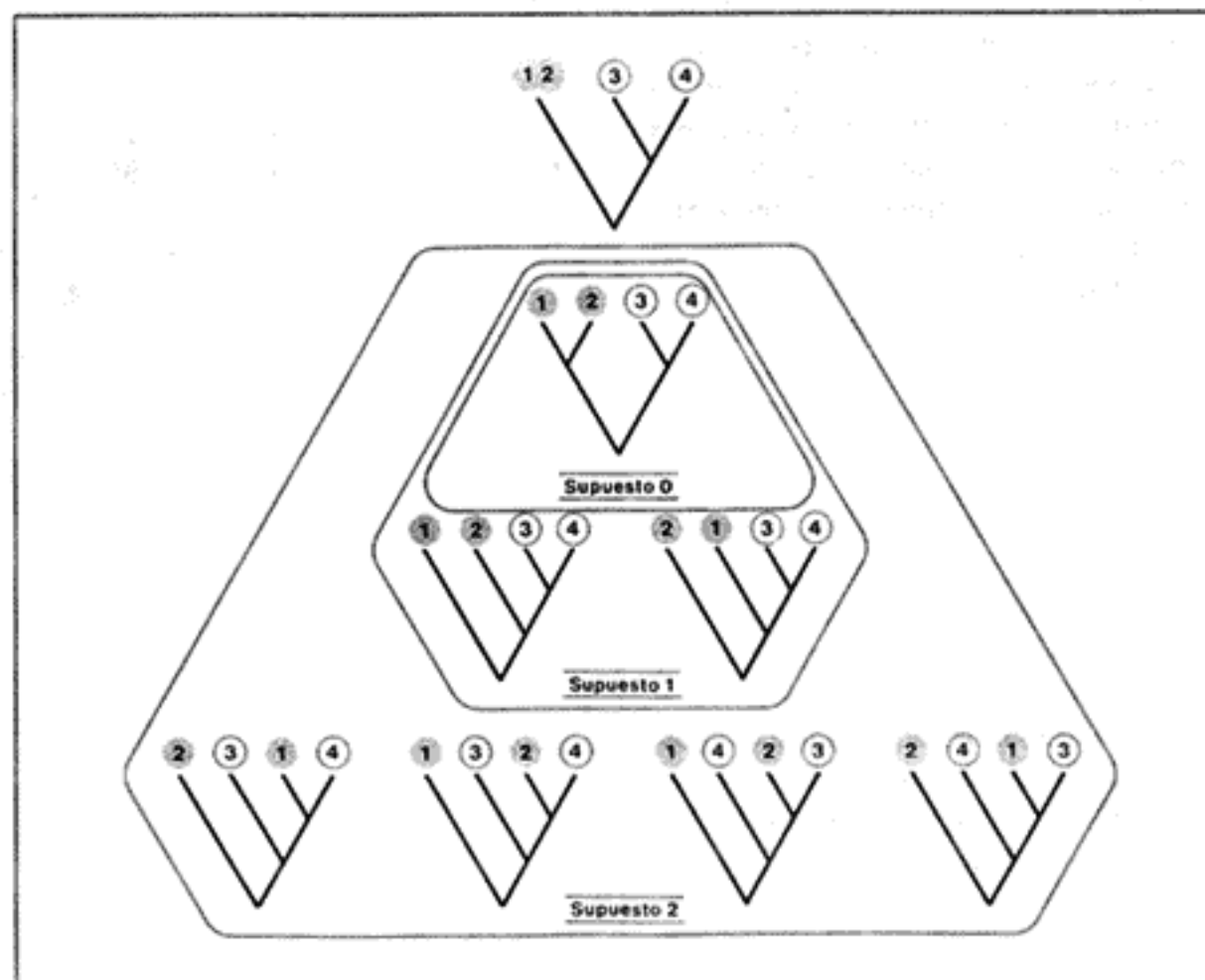


Figura 5. Análisis de los componentes bajo los supuestos 0, 1 y 2 a un cladograma de tres taxa, uno de ellos ampliamente distribuido en dos áreas. Obsérvese como los cladogramas resueltos, obtenidos bajo el supuesto 1, incluyen al obtenido bajo el supuesto 0, y los obtenidos bajo el supuesto 2, incluyen a todos los anteriores.

cuantitativa (Wiley, 1988a, 1988b), parten de una matriz en la que se volcaron los componentes extraídos de los cladogramas de áreas y se le aplican el algoritmo de simplicidad de Wagner (Kluge & Farris, 1969). La diferencia entre ambos radica en los supuestos aplicados: el 0 para la simplicidad cuantitativa y el 1 o el 2, para la cuantificación del análisis de los componentes. El método de compatibilidad de componentes (Zandee & Roos, 1987), parte de una matriz similar a la del método de simplicidad cuantitativa, pero le aplica un algoritmo de compatibilidad de grupos, que desarrolló Zandee (1985).

Integración de ambos paradigmas

La relación entre ambos paradigmas ha sido conflictiva, pese a las equivalencias conceptuales que existen entre ellos, como entre trazo individual y cladograma de áreas o entre trazo generalizado y cladograma general de áreas (Craw, 1988a). Clásicamente, los biogeógrafos cladistas han considerado a la panbiogeografía como la precursora de la biogeografía cladística (Ball, 1976; Rosen, 1978; Nelson & Platnick, 1981; Nelson, 1983; Seberg, 1986). Por su parte los panbiogeógrafos han discutido enfáticamente las diferencias entre ambas (Craw, 1982, 1983, 1988a, 1988b; Craw & Weston, 1984). En este sentido, resulta interesante la discusión de Craw & Weston (1984), en relación con la metodología de programas de investigación de Lakatos (1978). Estos autores consideran a la panbiogeografía y a la biogeografía cladística, como programas de investigación progresivos rivales y sostienen que la panbiogeografía es el más exitoso de ambos, dadas varias predicciones geológicas efectuadas por Croizat (1958, 1961, 1964).

Morrone & Crisci (1990) sugirieron la integración entre los métodos de la panbiogeografía y los de la biogeografía cladística. Suponiendo los taxa hipotéticos A, B, C y D distribuidos como en la parte superior de la figura 6, podemos observar que sus respectivos cladogramas de áreas no pueden ser combinados en un cladograma general de áreas. Un análisis panbiogeográfico previo (figura 6, parte inferior), habría mostrado la existencia de dos trazos generalizados, uno relacionando la parte austral de América del Sur con Sudáfrica, Australia y Nueva Zelanda, y el otro relacionando la zona tropical de América del Sur con Africa, el sudeste asiático y Nueva Guinea.

En este caso América del Sur es un área compuesta, con elementos pertenecientes a dos trazos generalizados diferentes. Una vez que se han determinado estos trazos generalizados, es posible llevar a cabo el análisis cladístico de los cladogramas que los integran. Es así que en este caso se obtienen dos cladogramas generales de áreas,

uno a partir de cada uno de los trazos generalizados.

Morrone & Crisci (1990) propusieron que los métodos de la panbiogeografía y los de la biogeografía cladística, fueran empleados en dos etapas de un mismo análisis. Los métodos panbiogeográficos permiten reconocer "homologías" geográ-

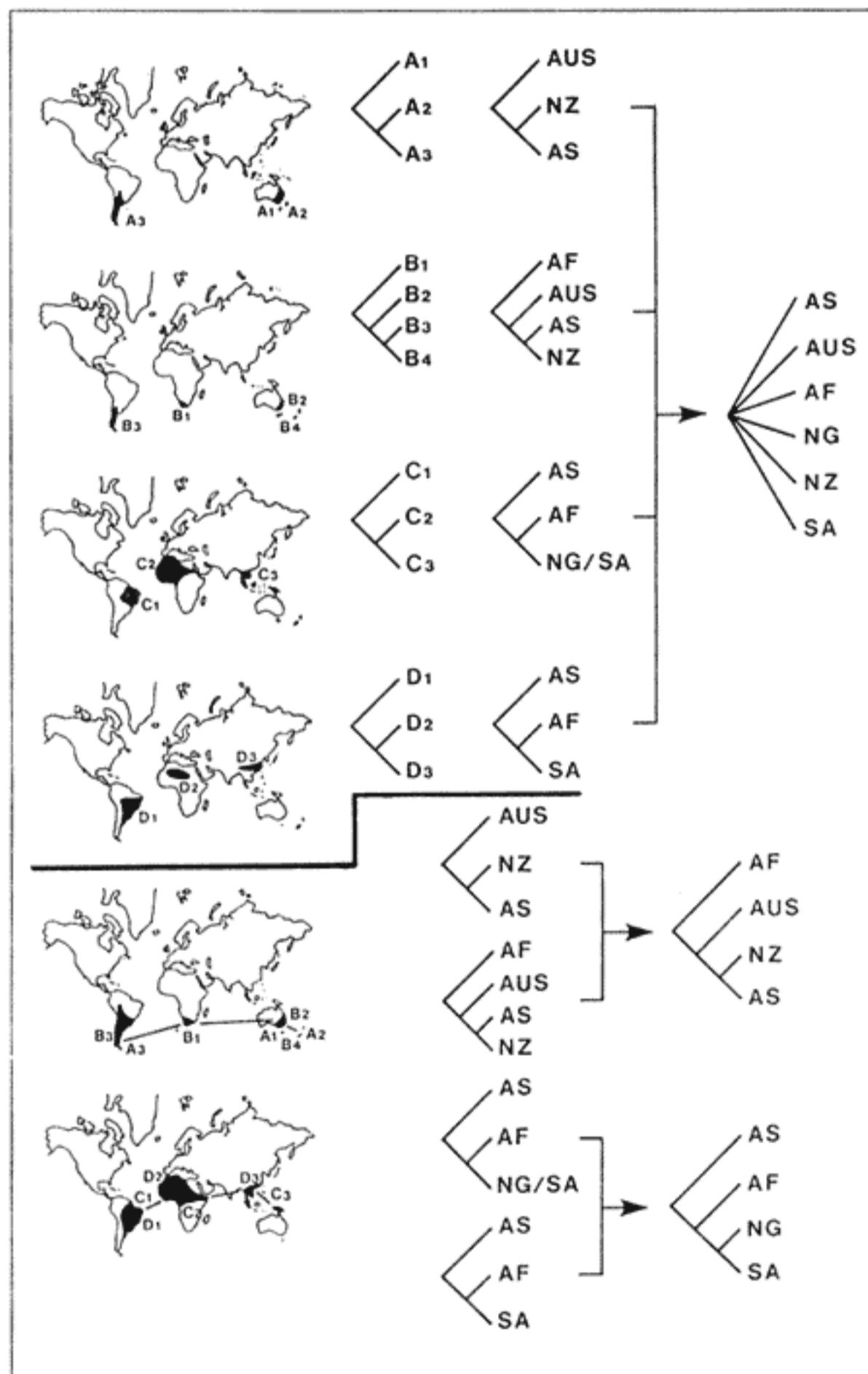


Figura 6. Integración entre panbiogeografía y biogeografía cladística. En la parte superior de la figura, el análisis biogeográfico cladístico produce un cladograma general de áreas irresuelto. En la parte inferior, el análisis panbiogeográfico previo, permite distinguir dos trazos generalizados, a partir de los cuales se obtienen dos cladogramas generales de áreas resueltos.

ficas (trazos generalizados) y después, con los métodos cladísticos, se puede reconstruir la secuencia de fragmentación de las áreas de cada trazo generalizado.

Métodos cuantitativos

Dentro de la panbiogeografía existen dos métodos cuantitativos disponibles, uno basado en la teoría de grafos (Page, 1987) y otro en la compatibilidad de caracteres (Craw, 1988a, 1989a). Dentro de la biogeografía cladística existen cuatro métodos: el análisis de los componentes (Nelson & Platnick, 1981), la simplicidad cuantitativa (Wiley, 1987, 1988a, 1988b), la compatibilidad de componentes (Zandee & Roos, 1987) y la cuantificación del análisis de los componentes (Humphries *et al.*, 1988).

Panbiogeografía

Método basado en la teoría de grafos (figura 7A)

Page (1987) propuso un método basado en la teoría de grafos (Harary, 1969; Mayeda, 1972; Wilson & Beinke, 1979). El delineado de un trazo individual equivale al diseño de un árbol valuado mínimo, que conecta todas las localidades de un taxon, de modo que la suma de las distancias sea mínima (Page, 1987; Henderson, 1989). Una vez delineados los trazos, se vuelcan a matrices de conectividad y de incidencia. A partir de las matrices de conectividad, las áreas comunes a varios trazos individuales son identificadas como nodos. Además permi-

ten identificar hipótesis cladísticas incorrectas y reconocer áreas compuestas. Las matrices de incidencia sirven a su vez, para identificar líneas de base. Se pueden hallar detalles del método en Page (1987) y Morrone & Crisci (1990).

Page (1987) propuso someter los resultados de este análisis a pruebas estadísticas, idea que posteriormente fue desechada (Weston, 1989).

No existe aún una aplicación empírica de este método.

Método basado en la compatibilidad de caracteres (figura 7B)

Craw (1988a, 1989b) formalizó un método cuantitativo, basado en la compatibilidad de caracteres empleado en la sistemática (Wilson, 1965; LeQuesne, 1969, 1982; Meacham, 1984). Los trazos individuales son codificados y volcados a una matriz de áreas por trazos, la que se analiza en busca de compatibilidad entre los trazos. El conjunto de trazos compatibles entre sí representa un "clique" que se emplea para construir el grafo generalizado que conecta las áreas, y que debe trazarse sobre un mapa para identificar sus líneas de base. Si se quiere hacer una evaluación estadística del trazo generalizado, se pueden generar, al azar, matrices del mismo tamaño que la matriz original. Mientras sea más grande el número de matrices generadas al azar, y a partir de las cuales se obtengan "cliques" iguales o mayores que los provenientes de los datos reales, menor será la significación estadística del trazo generalizado. Los detalles de este método se pueden hallar en Craw

(1988a, 1989a) y Morrone & Crisci (1990).

Para obtener los "cliques" se cuenta con los programas MYLIP (Felsenstein, 1986) y CLINCH (Fiala, 1985). Las matrices para la evaluación estadística se pueden generar con el algoritmo BIPART (Wormald, 1984).

Este método fue aplicado por Craw (1988a) en el análisis de la relación entre las islas Chatham con Nueva Zelanda y otras islas, y Morrone (1992) lo utilizó para analizar la relación de las islas Malvinas con otras áreas subantárticas.

Biogeografía cladística

Análisis de los componentes (figura 8A)

Nelson & Platnick (1981) propusieron el método conocido como análisis de los componentes. Posteriormente se encuentran referencias al mismo en Nelson (1984), Humphries & Parenti (1986), Page (1988, 1990) y Nelson & Ladiges (1991). Luego del análisis de los componentes de los cladogramas originales, bajo los supuestos 1 o 2, éstos se resuelven en conjuntos de cladogramas de áreas. A partir de la intersección de los distintos conjuntos de cladogramas de áreas se obtiene(n) el (o los) cladograma(s) general(es) de áreas.

La aplicación de los supuestos 1 y 2, y la intersección de los conjuntos de cladogramas de áreas, se pueden realizar con el programa COMPONENT versión 1.5 (Page, 1989b).

Este método fue aplicado por Nelson & Platnick (1981) para ejemplos hipotéticos; Humphries & Parenti (1986) lo usaron para reanalizar los datos de Rosen (1976) y también para algunos ejemplos hipotéticos; Cracraft (1988) hizo con él un análisis de áreas de endemismo de la selva amazónica; por su parte Crisci *et al.* (1991a) y Seberg (1991) lo utilizaron para analizar las relaciones de la parte austral de América del Sur, con otras áreas.

Cuantificación del análisis de los componentes (figura 8B)

La cuantificación del análisis de los componentes (Humphries *et al.*, 1988) codifica los componentes extraídos de cada uno de los cladogramas derivados bajo los supuestos 1 o 2, y construye una matriz de áreas por componentes, la cual analiza

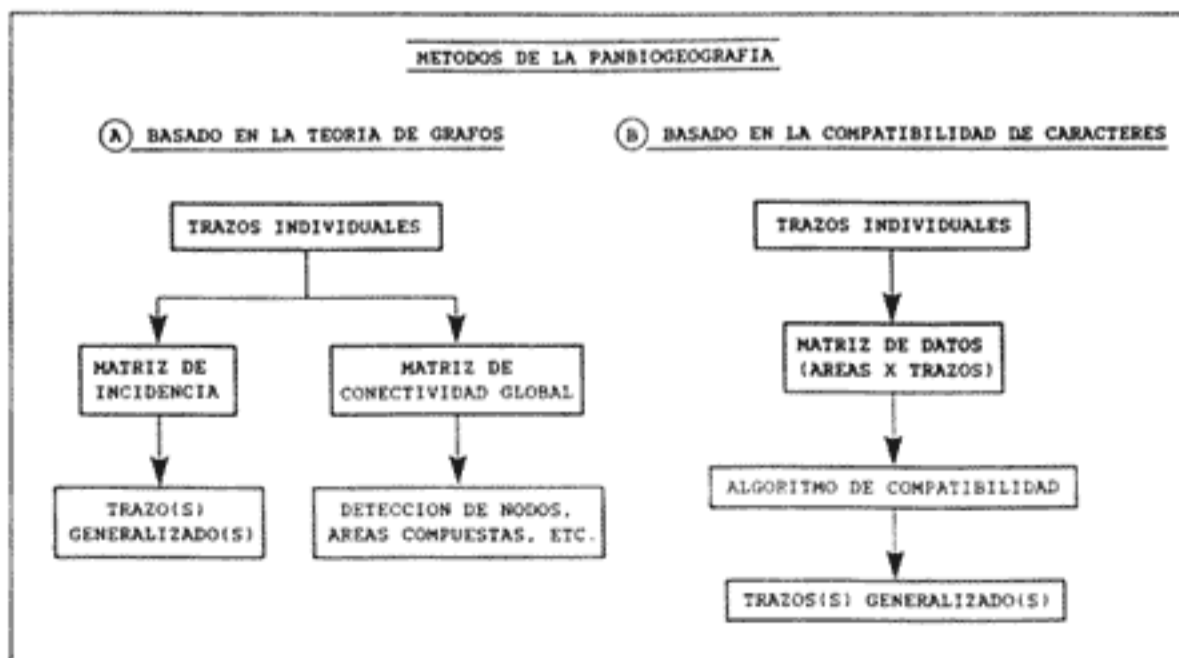


Figura 7. Pasos elementales de los métodos de la panbiogeografía. Figura 7A, basado en la teoría de grafos; figura 7B, basado en la compatibilidad de caracteres.

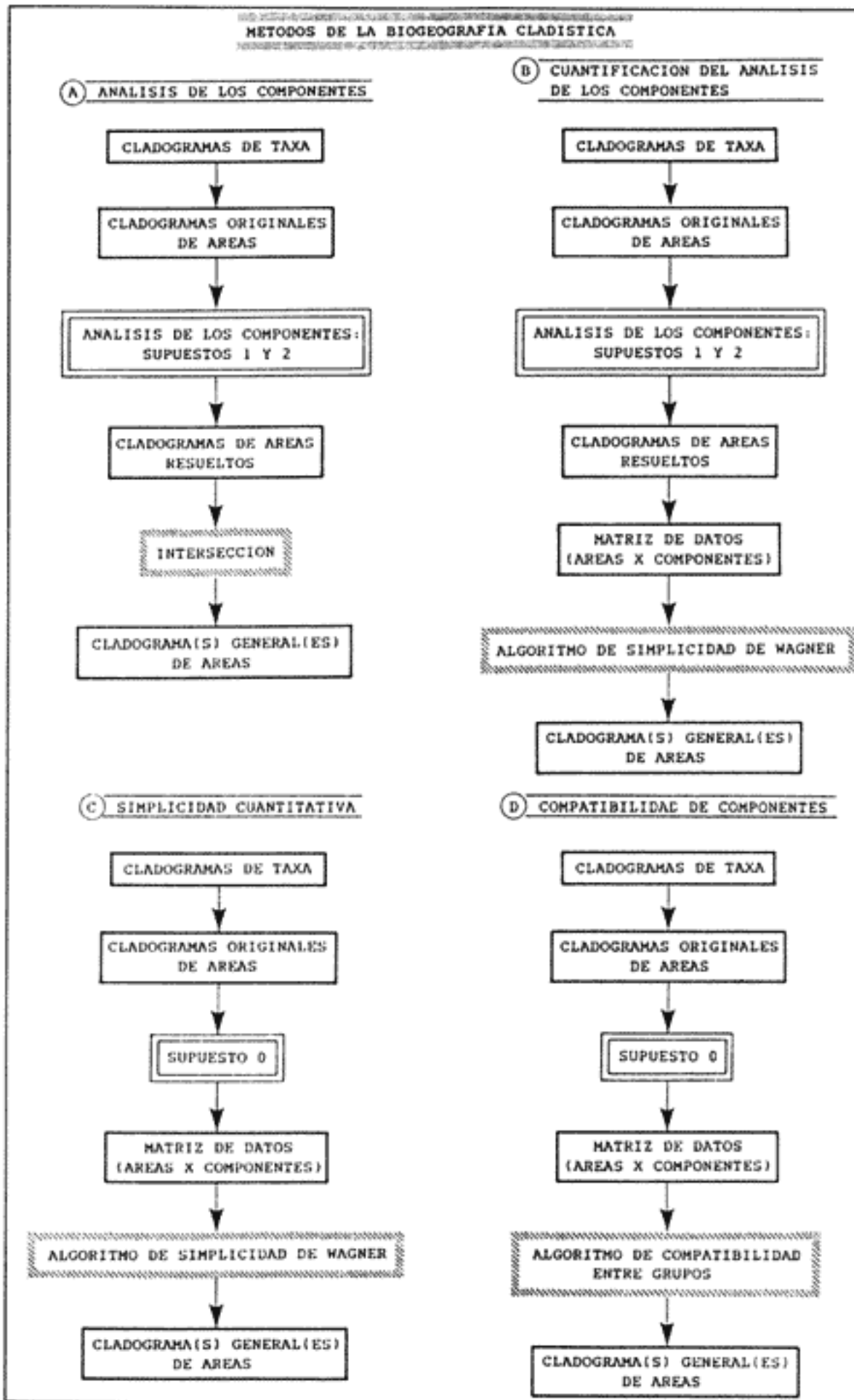


Figura 8. Pasos elementales de los métodos de la biogeografía cladística. Figura 8A, análisis de los componentes; figura 8B, cuantificación del análisis de los componentes; figura 8C, simplicidad cuantitativa; figura 8D, compatibilidad de componentes.

con el algoritmo de simplicidad de Wagner. En contraste con lo propuesto por Humphries *et al.* (1988), y siguiendo el argumento de Page (1989a), Crisci *et al.* (1991a) permitieron sólo una entrada para cada uno de los componentes diferentes de cada conjunto de cladogramas, obteni-

dos del mismo cladograma original de áreas.

La aplicación de los supuestos 1 y 2 se puede realizar con el programa COMPONENT versión 1.5 (Page, 1989b) y la aplicación del algoritmo de simplicidad de Wagner, con los programas Hennig86

versión 1.5 (Farris, 1988), PAUP versión 3.0 (Swofford, 1990) o PHYLIP (Felsenstein, 1986).

Este método fue empleado por Crisci *et al.* (1991a) en el análisis de las relaciones de la parte austral de América del Sur, con otras áreas.

Simplicidad cuantitativa (figura 8C)

La simplicidad cuantitativa (Wiley, 1987, 1988a, 1988b) se basa en las ideas que desarrolló Brooks (1985) para estudios de ecología histórica. Este método parte del supuesto 0, es decir, acepta las relaciones dadas en el cladograma original de áreas, y construye una matriz de áreas por componentes, a la cual aplica un algoritmo de simplicidad de Wagner (Kluge & Farris, 1969). Kluge (1988) propuso una implementación alternativa de este método.

La aplicación del algoritmo de simplicidad de Wagner se puede realizar con los programas Hennig86, versión 1.5 (Farris, 1988), PAUP, versión 3.0 (Swofford, 1990) o PHYLIP (Felsenstein, 1986).

Son muchos los que han aplicado este método: Wiley (1987, 1988a, 1988b) en el reanálisis de datos de Patterson (1981), Cracraft (1988) y en ejemplos hipotéticos; Cracraft (1988), para analizar las relaciones entre áreas de endemismo de las aves de la selva amazónica; Mayden (1988) en el estudio de áreas de endemismo de peces de agua dulce, en América del Norte; Kluge (1988) para ejemplos hipotéticos e islas del Caribe; Griswold (1991) para áreas de endemismo de arañas de África; y Craw (1989a) y Crisci *et al.* (1991a), para analizar las relaciones de la parte austral de América del Sur, con otras áreas.

Compatibilidad de componentes (figura 8D)

El método de compatibilidad de componentes fue propuesto por Zandee & Roos (1987) y parte de una matriz similar a la del método anterior, pero aplicando el algoritmo de compatibilidad entre grupos, desarrollado por Zandee (1985).

La aplicación del método de compatibilidad de componentes se realiza con el programa CAFA (Zandee, 1985).

Esta técnica fue aplicada por Zandee & Roos (1987) en el reanálisis de los datos de Rosen (1976) y para ejemplos hipotéticos.

Aplicaciones empíricas

Panbiogeografía

En relación con los métodos de la panbiogeografía, vamos a discutir la aplicación que se hizo del método basado en la compatibilidad de caracteres, al realizar el análisis de las relaciones entre las islas Malvinas y otras islas subantárticas (Morrone, 1992). Con el objetivo de llevar a cabo tal análisis, se emplearon las siguientes áreas: islas Malvinas, Tierra del Fuego, estepa patagónica, Magallanes, isla Georgia del Sur, isla Campbell y demás islas subantárticas de Nueva Zelanda, islas Tristan da Cunha-Gough, islas Crozet, Marion y Prince Edward, y las islas Juan Fernández. Se seleccionaron cincuenta taxa distribuidos en estas áreas, entre los que se incluyeron 20 especies vegetales (pteridófitas, Ranunculaceae, Caryophyllaceae, Chenopodiaceae, Polygonaceae, Violaceae, Brassicaceae, Poaceae y Apiaceae) y 30 animales (insectos, crustáceos, oligoquetos y moluscos). La matriz de áreas por trazos se analizó con el programa PHYLIP (Felsenstein, 1986). Se obtuvieron 21 "cliques" diferentes, los que se combinaron en cinco trazos generalizados y se trazaron las líneas de base (figura 9).

Tres trazos generalizados con líneas de base en el Océano Atlántico Sur, conectan las islas Malvinas con Tristan da Cunha-Gough, con la isla Georgia del Sur, y con Crozet, respectivamente. Luego, los tres trazos prosiguen hasta Tierra del Fuego y de allí llegan hasta Magallanes.

Dos trazos generalizados poseen línea de base en el Pacífico Sur. Uno relaciona la isla Campbell con Tierra del Fuego y desde allí se bifurca hasta las islas Malvinas y Magallanes. El otro, parte de las islas Juan Fernández, va hacia Magallanes y, por último, a las islas Malvinas.

Los cinco trazos generalizados comparten dos segmentos en común, el que conecta las islas Malvinas con Tierra del Fuego y el que conecta esta última con Magallanes. Tanto las islas Malvinas como Tierra del Fuego resultaron ser nodos, es decir, áreas donde habitan biotas de origen diferente.

Biogeografía cladística

Crisci *et al.* (1991a) aplicaron tres de los métodos propuestos por la biogeografía cladística al análisis de las relaciones de la parte austral de América del Sur (análisis

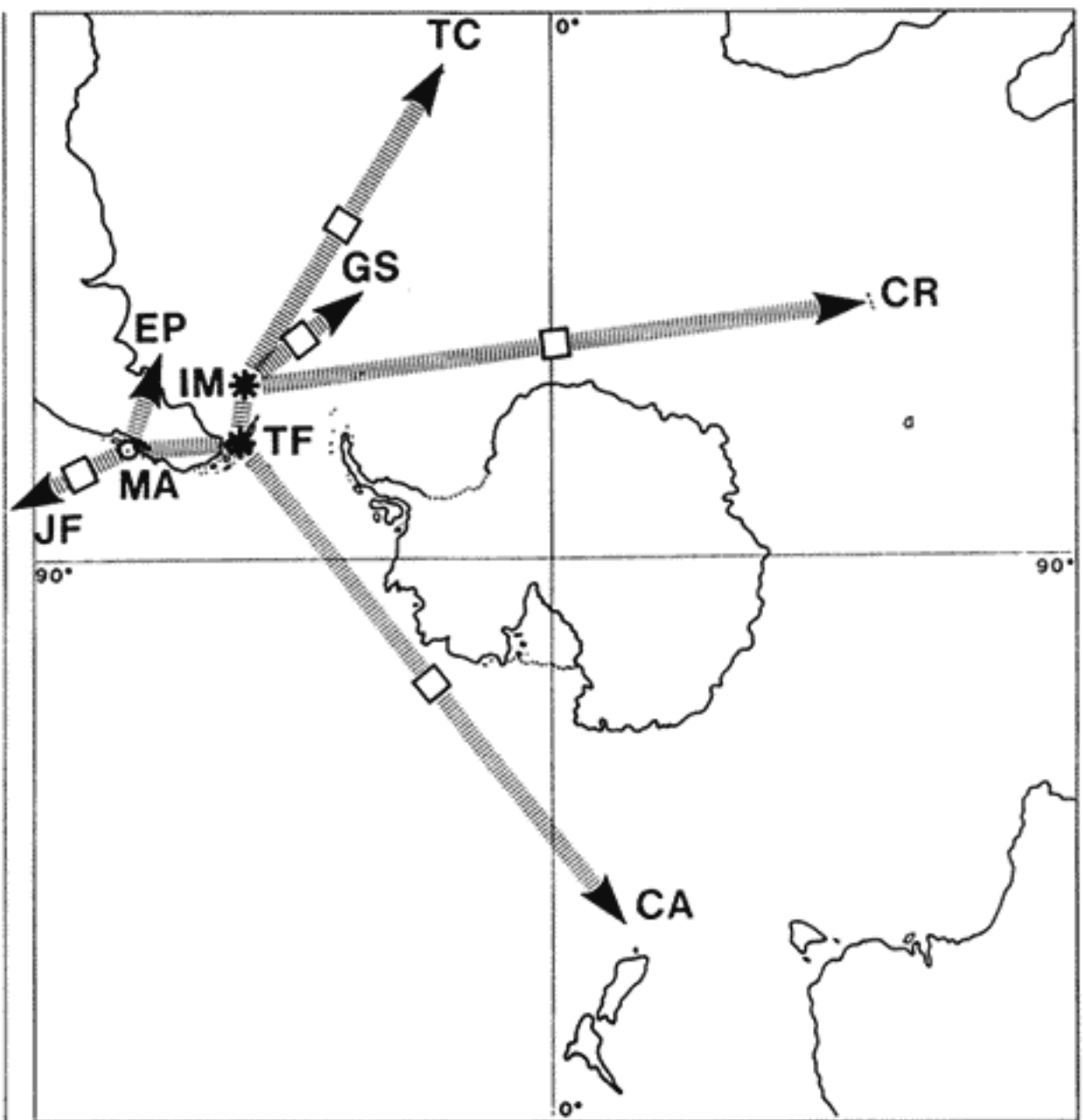


Figura 9. Trazos generalizados del análisis panbiogeográfico de las islas Malvinas y varias áreas subantárticas (Morrone, 1992). CA - isla Campbell y demás islas subantárticas de Nueva Zelanda; CR - islas Crozet, Marion y Prince Edward; EP - estepa patagónica; GS - isla Georgia del Sur; IM - Islas Malvinas; JF - Islas Juan Fernández; MA - Magallanes; TC - islas Tristán da Cunha-Gough; TF - Tierra del Fuego. Los cuadrados indican líneas de base y los asteriscos nodos.

sis de los componentes, cuantificación del análisis de los componentes y simplicidad cuantitativa). Se partió de los cladogramas de 17 taxa animales y vegetales: *Oxelytrum-Ptomaphila* (Coleoptera), Diamesinae y Podonominae (Diptera), Pseudopsinea y Metallicina (Coleoptera), Siphonuridae (Ephemeroptera), Nannochoristinae (Mecoptera), *Eriococcus-Madarococcus* (Hemiptera), *Notofagus-Fagus* (Fagaceae), *Cyttaria* (Cyttariaceae), *Crinodendron-Dubouzetia-Peripentadenia* y *Aristotelia* (Elaeocarpaceae), Embotiniinae (Proteaceae), *Negria-Drepanthus* (Gesneriaceae), *Oreomyrrhis* (Apiaceae), *Drapetes* (Thymelaeaceae) y *Drimys* (Winteraceae).

La aplicación del análisis de los componentes permitió obtener dos cladogramas de áreas, por intersección de diez conjuntos de cladogramas derivados bajo el supuesto 1 y cuatro, bajo el supuesto 2. Los dos cladogramas obtenidos bajo el supuesto 1 (figura 10 A-B), difieren en la

posición de la rama basal (Sudáfrica o el par América del Norte-América del Sur tropical) y se asemejan en que las áreas australes conforman un grupo monofilético, en el que la parte austral de América del Sur, es el área hermana de las restantes. Uno de los cladogramas obtenidos bajo el supuesto 2 coincide con uno obtenido bajo el supuesto 1 (figura 10 B), otro es consistente con ambos cladogramas obtenidos bajo el supuesto 1 (figura 10 C-D) y los dos restantes son consistentes con los obtenidos bajo el supuesto 2, excepto por la posición de Nueva Guinea (figura 10 D-E).

La cuantificación del análisis de los componentes bajo el supuesto 1 produjo nueve cladogramas de áreas (la figura 10 F muestra el consenso estricto de estos cladogramas). Bajo el supuesto 2 se obtuvo un único cladograma (figura 10 G).

La simplicidad cuantitativa permitió

obtener dos cladogramas generales de áreas en que América del Norte y la zona tropical de América del Sur, son áreas hermanas y la parte austral de América del Sur se incluye en un grupo monofilético, junto con las demás áreas australes.

Los tres análisis de Crisci *et al.* (1991a), sustentan la idea del origen híbrido de la biota de América del Sur: América del Sur tropical, más relacionada con América del Norte, y América del Sur austral, constituyendo un grupo monofilético con Australia, Tasmania, Nueva Guinea, Nueva Caledonia y Nueva Zelanda. Las hipótesis de relaciones conflictivas entre América del Sur en su parte austral, con otras áreas australes, sugieren que la primera representaría, en sí misma, un área compuesta.

Conclusiones

Aparentemente, la panbiogeografía y la biogeografía cladística son programas de investigación progresivos en competencia. Así lo han visto los partidarios de uno u otro programa, al enfrentarse en acaloradas controversias. Sin embargo, es nuestra idea que ambas propuestas no son

excluyentes sino complementarias. Tal como lo desarrollamos en el capítulo Fundamentos, creemos posible integrarlos como parte de un mismo análisis biogeográfico.

La cantidad de métodos disponibles es el reflejo del fecundo periodo por el que atraviesa la biogeografía histórica. Es lícito afirmar entonces, que lo riguroso y explícito de sus métodos, son las credenciales con las que la panbiogeografía y la biogeografía cladística se presentan a la comunidad científica. Por otra parte, es preciso señalar que existen muy pocos estudios, en especial estudios críticos, que analicen las ventajas y desventajas de los distintos métodos, lo que a nuestro entender, es una consecuencia de la escasez de estudios empíricos, basados en ejemplos reales.

El final del siglo XX será testigo del afianzamiento de alguno de estos métodos. Los resultados de los estudios panbiogeográficos y cladísticos disponibles, aunque escasos, son promisorios. El futuro de los métodos de la biogeografía histórica es difícil de augurar. Sin embargo, esta situación de incertidumbre no debe detenernos. Vale la pena reflexionar sobre

las palabras de Hamlet con las que iniciamos este trabajo. Cuando Hamlet enfrenta lo incierto, desafía a los augurios, pues éstos sólo pueden predecir el éxito o el fracaso; pero nada, excepto el propio hombre, puede evitar el enfrentarse a sus propias incertidumbres e incorporarse sobre ellas. Así como el héroe de Shakespeare, a pesar de las incertidumbres, no renuncia a su lucha, tampoco los biogeógrafos deberían hacerlo. En tales momentos, la cuestión central no es la tragedia de Hamlet, ni siquiera el futuro de la biogeografía, es el espíritu del hombre aspirando a la grandeza.

Agradecimientos

Se agradece a Analía A. Lanteri y Nelly E. Vittet, por la lectura crítica del manuscrito; a Piero L. Marchionni, por el mecanografiado del mismo y a Victor Hugo Calveti por la confección de las ilustraciones. Este trabajo fue realizado con el subsidio 3966-88 de la National Geographic Society. Se agradece al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), al que los autores pertenecen, por el constante apoyo.

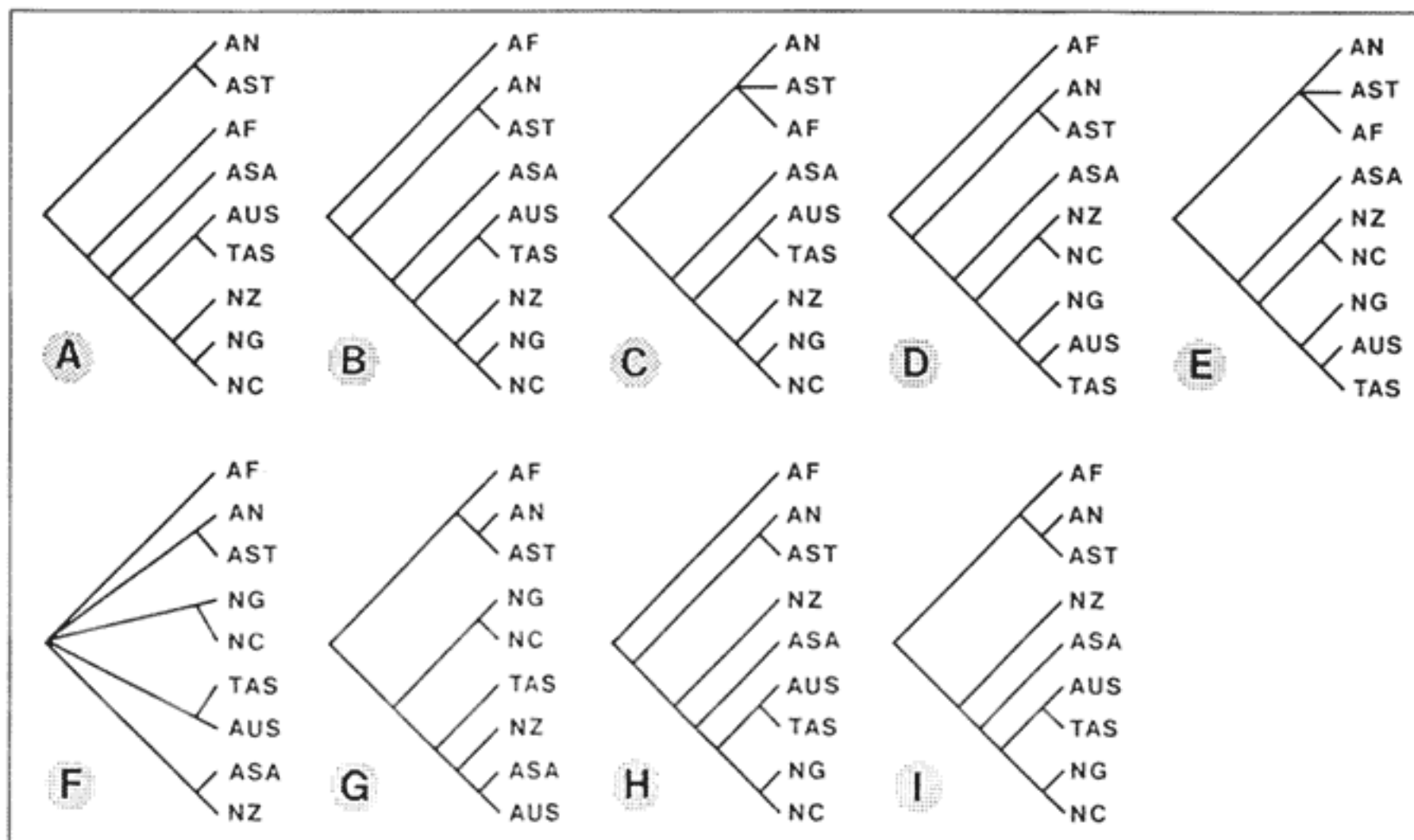
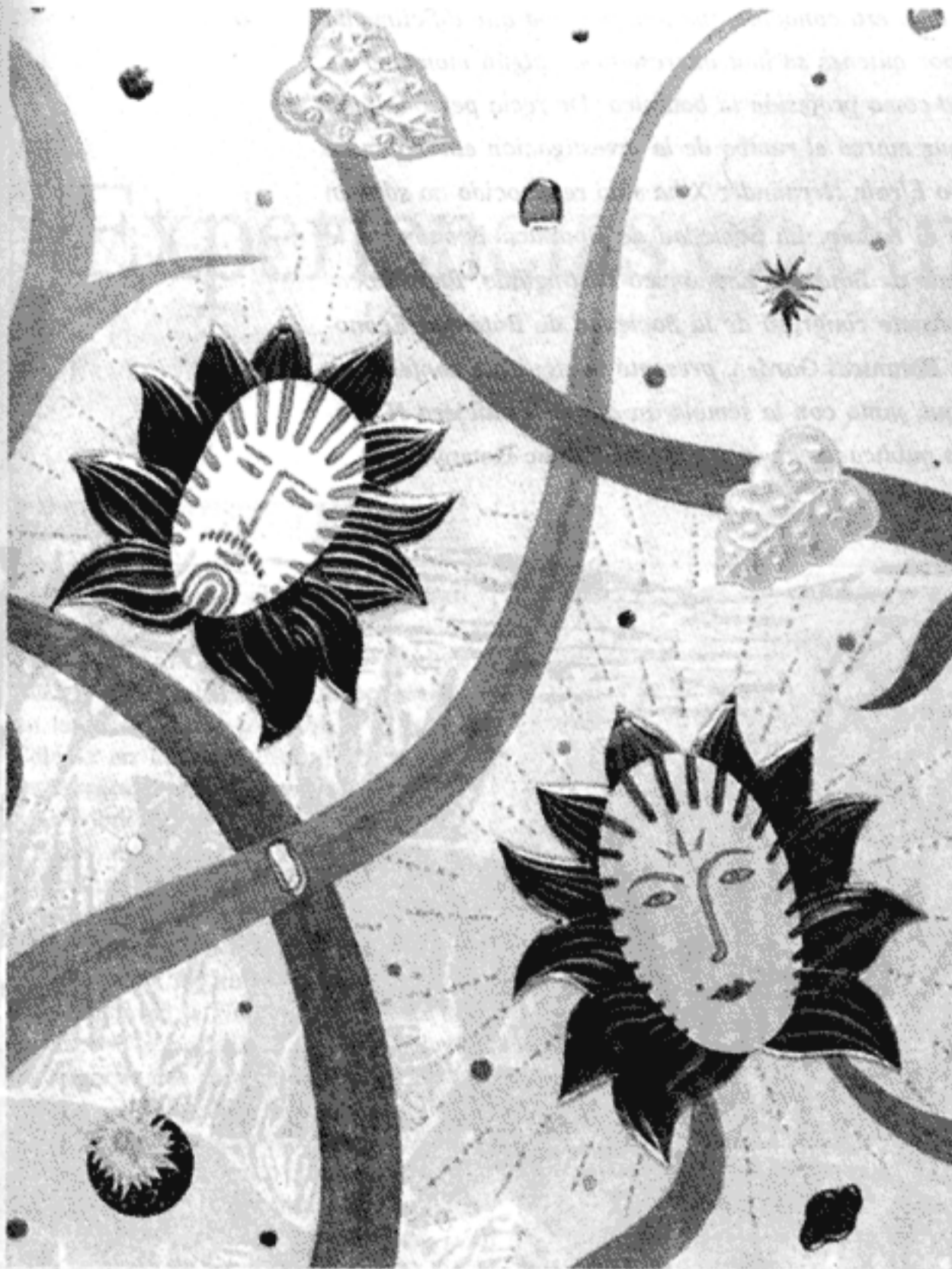


Figura 10. Cladogramas generales de áreas, obtenidos por Crisci *et al.* (1991a). Figuras 10 A-E, análisis de los componentes; figuras 10 F-G, cuantificación del análisis de los componentes; figuras 10 H-I, simplicidad cuantitativa. AF - Sudáfrica; AN - América del Norte; ASA - América del Sur austral; AST - América del Sur tropical; AUS - Australia; NC - Nueva Caledonia; NG - Nueva Guinea; NZ - Nueva Zelanda; TAS - Tasmania.

Bibliografía citada

- Ball, I. R., 1976, Nature and formulation of biogeographic hypotheses, *Syst. Zool.* 24: 407-430.
- Brooks, D.R., 1985, Historical ecology: A new approach to studying the evolution of ecological associations, *Ann. Mo. Bot. Gard.* 72: 660-680.
- Cracraft, J., 1988, Deep-history biogeography: Retrieving the historical pattern of evolving continental biotas, *Syst. Zool.* 37: 221-236.
- Craw, R.C., 1979, Generalized tracks and dispersal in biogeography: A response to R.M. McDowall, *Syst. Zool.* 28: 99-107.
- Craw, R.C., 1982, Phylogenetics, areas, geology and the biogeography of Croizat: A radical view, *Syst. Zool.* 31: 304-316.
- Craw, R.C., 1983, Panbiogeography and vicariance cladistics: Are they truly different?, *Syst. Zool.* 32: 431-438.
- Craw, R.C., 1984a, Biogeography and biogeographic principles, *N. Z. Entomol.* 8: 49-52.
- Craw, R.C., 1984b, Leon Croizat's biogeographic work: A personal appreciation, *Tuatara* 27: 8-13.
- Craw, R.C., 1985, Classic problems of southern hemisphere biogeography re-examined: Panbiogeographic analysis of the New Zealand frog *Leiopelma*, the ratite birds and *Nothofagus*, *Z. Zool. Syst. Evolutionsforsch.* 23: 1-10.
- Craw, R.C., 1987, Revision of the genus *Helastia* sensu stricto with description of a new genus (Lepidoptera: Geometridae: Larentiinae), *N. Z. J. Zool.* 14: 269-293.
- Craw, R.C., 1988a, Continuing the synthesis between panbiogeography, phylogenetic systematics and geology as illustrated by empirical studies on the biogeography of New Zealand and the Chatham Islands, *Syst. Zool.* 37: 291-310.
- Craw, R.C., 1988b, Panbiogeography: Method and synthesis in biogeography. In: Myers, A. A. & P. S. Giller (eds.), *Analytical biogeography: An integrated approach to the study of animal and plant distributions*, Chapman & Hall, Londres & New York, pp. 405-435.
- Craw, R.C., 1989a, Quantitative panbiogeography: Introduction to methods, *N. Z. J. Zool.* 16: 485-494.
- Craw, R.C., 1989b, New Zealand biogeography: A panbiogeographic approach, *N. Z. J. Zool.* 16: 527-547.
- Craw, R.C. & G.W. Gibbs, 1984, Croizat's panbiogeography and Principia Botanica: Search for a novel synthesis, *Tuatara* 27: 1-75.
- Craw, R.C. & M. Heads, 1988, Reading Croizat: On the edge of biology, *Riv. Biol., Biol. Forum* 81: 499-532.
- Craw, R.C. & R. Page, 1988, Panbiogeography: method and metaphor in the new biogeography, In: Ho, M. W. & S. W. Fox (eds.), *Evolutionary processes and metaphors*, John Wiley & Sons Ltd., pp. 163-189.
- Craw, R.C. & P. Weston, 1984, Panbiogeography: A progressive research program?, *Syst. Zool.* 33: 1-33.
- Crisci, J.V., M.M. Cigliano, J.J. Morrone & S. Roig-Juñent, 1991a, Historical biogeography of southern South America, *Syst. Zool.* 40(2): 152-171.
- Crisci, J.V., M.M. Cigliano, J.J. Morrone & S. Roig-Juñent, 1991b, A comparative review of cladistic approaches to historical biogeography of southern South America, *Aust. Syst. Bot.* 4: 117-126.
- Croizat, L., 1952, *Manual of Phytogeography*, Junk, The Hague.
- Croizat, L., 1958, *Panbiogeography*, Volúmenes 1, 2a, y 2b. Publicados por el autor, Caracas.
- Croizat, L., 1961, *Principia Botanica*, Volúmenes 1a y 1b, Publicados por el autor, Caracas.
- Croizat, L., 1964, *Space, time, form: The biological synthesis*, Publicado por el autor, Caracas.
- Croizat, L., 1976, *Biogeografía analítica y sintética ("panbiogeografía") de las Américas*, Volúmenes 1 y 2. Biblioteca de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales de Venezuela, Caracas.
- Croizat, L., 1981, Biogeography: Past, present, and future, In: Nelson, G. & D.E. Rosen (eds.), *Vicariance biogeography: A critique*, pp. 501-523.
- Croizat, L., 1982, Vicariance/ vicariism, panbiogeography, "vicariance biogeography", etc.: A clarification, *Syst. Zool.* 31: 291-304.
- Croizat, L., G. Nelson & D.E. Rosen, 1974, Centers of origin and related concepts, *Syst. Zool.* 23: 265-287.
- Darlington, P.J. Jr., 1957, *Zoogeography: The geographical distribution of animals*, John Wiley & Sons, New York.
- Darwin, C., 1859, *On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life*, Murray, Londres.
- Farris, J.S., 1988, *Hennig86 reference*. Version 1.5. Publicado por el autor, Port Jefferson, New York, 18 pp.
- Felsenstein, J., 1986, *PHYLIP. User's manual*, University of Washington, Seattle.
- Fiala, K.L., 1985, *CLINCH. User's manual*, State University of New York, Stony Brook.
- Grehan, J.R., 1988a, Panbiogeography: Evolution in space and time, *Riv. Biol., Biol. Forum* 81: 469-498.
- Grehan, J.R., 1988b, Biogeographic homology. Ratites and the southern beeches, *Riv. Biol., Biol. Forum* 81: 577-587.
- Grehan, J.R., 1989, New Zealand panbiogeography: Past, present, and future, *N. Z. J. Zool.* 16: 513-525.
- Griswold, C.E., 1991, Cladistic biogeography of afro-montane spiders, *Aust. Syst. Bot.* 4: 73-89.
- Harary, F., 1969, *Graph theory*, Addison-Wesley, Reading.
- Heads, M.J., 1985, On the nature of ancestors, *Syst. Zool.* 34: 205-215.
- Heads, M.J., 1987, *Biogeography and taxonomy of some New Zealand plants*, Tesis doctoral, Universidad de Otago, Dunedin.
- Henderson, I., 1985, *Systematic studies of New Zealand Trichoptera and critical analysis of systematic methods*, Tesis doctoral, Universidad de Victoria, Wellington.
- Henderson, I.M., 1989, Quantitative panbiogeography: An investigation into concepts and methods, *N. Z. J. Zool.* 16: 495-510.
- Hennig, W., 1950, *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*, Deutscher Zentralverlag, Berlin.
- Hennig, W., 1966, *Phylogenetic Systematics*, University of Illinois Press, Urbana.
- Humphries, C.J., P.Y. Ladiges, M. Roos & M. Zandee, 1988, Cladistic biogeography, In: A.A. Myers & P.S. Giller (eds.), *Analytical biogeography: An integrated approach to the study of animal and plant distributions*, pp. 371-404.
- Humphries, C.J. & L.R. Parenti, 1986, *Cladistic biogeography*, Oxford University Press, Oxford.
- Humphries, C.J. & O. Seberg, 1989, Graphs and generalized tracks: Some comments on method, *Syst. Zool.* 38: 69-76.
- Kluge, A.G., 1988, Parsimony in vicariance biogeography: A quantitative method and a greater Antillean example, *Syst. Zool.* 37: 315-328.
- Kluge, A.G., & J.S. Farris, 1969, Quantitative phyletics and the evolution of anurans, *Syst. Zool.* 18: 1-32.
- Kuhn, T.S., 1971, *La estructura de las revoluciones científicas*, Breviarios del Fondo de Cultura Económica, México.
- Lakatos, I., 1978, *The methodology of scientific research programs*, Philosophical papers, Volume 1, Cambridge University Press, Cambridge.
- LeQuesne, W.J., 1969, A method of selection of characters in numerical taxonomy, *Syst. Zool.* 18: 201-205.
- LeQuesne, W.J., 1982, Compatibility analysis and its applications, *Zool. J. Linn. Soc.* 74: 267-275.
- Lovis, J.D., 1989, Timing, exotic terranes, angiosperm diversification, and panbiogeography, *N. Z. J. Zool.* 16: 713-729.
- Matthew, W.D., 1915, Climate and evolution, *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 24: 171-318.
- Mayden, R.L., 1988, Vicariance biogeography, parsimony, and evolution in North American freshwater fishes, *Syst. Zool.* 37: 329-355.
- Mayeda, W., 1972, *Graph theory*, Wiley-Interscience, New York.
- Mayr, E., 1946, History of the north american bird fauna, *Wilson Bull.* 58: 3-41.
- Meacham, C., 1984, Evaluating characters by character compatibility analysis, In: Duncan, T. & T.F. Stuessy (eds.), *Cladistics: Perspectives on the reconstruction of evolutionary history*, Columbia University Press, New York, pp. 152-165.



Morrone, J.J. 1992, Revisión sistemática del género *Falklandius* Enderlein (Coleoptera: Curculionidae), *Acta Entomol. Chil* 17:157-174.

Morrone, J.J. & J.V. Crisci, 1990, Panbiogeografía: Fundamentos y métodos, *Evol. Biol.* 4: 119-140.

Nelson, G., 1969, The problem of historical biogeography, *Syst. Zool.* 18: 243-246.

Nelson, G., 1973, Comments on Leon Croizat's biogeography, *Syst. Zool.* 22: 312-320.

Nelson, G., 1974, Historical biogeography: An alternative formalization. *Syst. Zool.* 23: 555-558.

Nelson, G., 1978, From Candolle to Croizat: Comments on the history of biogeography, *J. Hist. Biol.* 11: 269-305.

Nelson, G., 1983, Vicariance and cladistics. Historical perspectives with implications for the future, In: Sims, R.W. *et al.* (eds.), *Evolution, time and space: The emergence*

of the biosphere, Academic Press, Londres y Nueva York, pp. 469-492.

Nelson, G., 1984, Cladistics and biogeography, In: Duncan, T. & T.F. Stuessy (eds.), *Cladistics: Perspectives on the reconstruction of evolutionary history*, Columbia University Press, New York, pp. 273-293.

Nelson, G. & P. Ladiges, 1991, Standard assumptions for biogeographic analysis, *Aust. Syst. Bot.* 4: 41-58.

Nelson, G. & N.I. Platnick, 1980, A vicariance approach to historical biogeography, *Bioscience* 30: 339-343.

Nelson, G. & N.I. Platnick, 1981, Systematics and biogeography: Cladistics and vicariance, Columbia University Press, New York.

Page, R.D.M., 1987, Graphs and generalized tracks: Quantifying Croizat's panbiogeography, *Syst. Zool.* 36: 1-17.

Page, R.D.M., 1988, Quantitative cladistic biogeography: Constructing and comparing area cladograms, *Syst. Zool.* 37:254-270.

Page, R.D.M., 1989a, Comments on component-compatibility in historical biogeography, *Cladistics* 5:167-182.

Page, R.D.M., 1989b, *COMPONENT user's manual*, Release 1.5. Publicado por el autor, Auckland, Nueva Zelanda. 106 pp.

Page, R.D.M., 1990, Component analysis: A valiant failure? *Cladistics* 6: 119-136.

Patterson, C., 1981, Methods of paleobiogeography, In: Nelson, G. & D.E. Rosen (eds.), *Vicariance Biogeography: A critique*, Columbia University Press, pp. 446-489.

Platnick, N.I. & G. Nelson, 1978, A method of analysis for historical biogeography, *Syst. Zool.* 27: 1-16.

Platnick, N.I. & G. Nelson, 1988, Spanning tree biogeography: Shortcut, detour or dead-end?, *Syst. Zool.* 37: 410-419.

Rosen, D.E., 1976, A vicariance model of caribbean biogeography, *Syst. Zool.* 24: 431-464.

Rosen, D.E., 1978, Vicariant patterns and historical explanation in biogeography, *Syst. Zool.* 27: 159-188.

Seberg, O., 1986, A critique of the theory and methods of Panbiogeography, *Syst. Zool.* 35: 369-380.

Seberg, O., 1991, Biogeographic congruence in the South Pacific, *Aust. Syst. Bot.* 4: 127-136.

Simpson, G.G., 1940, Mammals and land bridges, *J. Wash. Acad. Sci.* 30: 137-163.

Swofford, D.L., 1990, *PAUP (Phylogenetic analysis using parsimony)*. Version 3.0. Illinois Natural History Survey, Illinois.

Wallace, A.R., 1855, On the law which has regulated the introduction of new species, *Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 2*, 16: 184-196.

Wallace, A.R., 1876, *The geographical distribution of animals*, MacMillan & Co., Londres.

Weston, P.H., 1989, Problems with the statistical testing of panbiogeographic hypotheses, *N. Z. J. Zool.* 16: 511.

Wiley, E.O., 1987, Methods in vicariance biogeography, In: Hovenkamp, P. *et al.* (eds.), *Systematics and evolution: A matter of diversity*, Institute of Systematic Botany, Utrecht University, pp. 283-306.

Wiley, E.O., 1988a, Parsimony analysis and vicariance biogeography, *Syst. Zool.* 37: 271-290.

Wiley, E.O., 1988b, Vicariance biogeography, *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 19: 513-542.

Wilson, E.O., 1965, A consistency test for phylogenies based on contemporaneous species, *Syst. Zool.* 14: 214-220.

Wilson, R.J. & L.W. Beinke (eds.), 1979, *Applications of graph theory*, Academic Press, Londres.

Wormald, N., 1984, Generating random regular graph, *J. Algorithms* 5: 247-280.

Zandee, M., 1985, C.A.F.C.A. A collection of APL functions for cladistic analysis. On-line C.A.F.C.A. documentation.

Zandee, M. & M.C. Roos, 1987, Component-compatibility in historical biogeography, *Cladistics* 3: 305-332.